Tome 72, fascicule 1 (à la mémoire d'Emile Guyénot), nº 10. — Avril 1965

Die Entwicklung von Vorderdarm, Macromeren und Enddarm unter dem Einfluss von Nähreiern bei Buccinum, Murex und Nucella (Gastrop. Prosobranchia)

par

Adolf PORTMANN und Esther SANDMEIER

Mit 13 Abbildungen im Text

1. EINLEITUNG

Die Untersuchungen über die frühe Entwicklung der Prosobranchier sind zahlreich. Trotzdem sind manche Varianten der frühen Lebensphase noch immer ungenügend bekannt — auch von Arten, die weit verbreitet und deren Adultformen gut erforscht sind. Das gilt besonders für die Formen, deren Keime sich längere Zeit in Laichkapseln entwickeln und auf Kosten abortiver Nähreier oder grösserer Eiweissvorräte der Kapsel leben.

Die Ansicht, die Simroth vor mehr als einem halben Jahrhundert in einem führenden Handbuch ausgesprochen hat, schien den Sachverhalt so klar zu kennzeichnen, dass die Aufmerksamkeit auf andere, interessantere Aufschlüsse versprechende Phänomene gerichtet wurde. Er schreibt: „Im übrigen wird die innere Ausbildung durch den Dotter eher verlangsamt, da die Larve nicht gezwungen ist, ihre Gewebe in den unmittelbaren Dienst aktiven Nahrungserwerbs zu stellen. Von einer besonderen Metamorphose braucht deshalb kaum geredet zu werden."

Diese Stelle bezieht sich ausdrücklich gemeinsam auf *Nassa*, *Fulgur*, *Fusus* u. a. (p. 712). Wie weit die Wirklichkeit von dieser Darstellung abweicht, hat der eine von uns bereits in mehreren Studien untersucht (PORTMANN, 1925, 1955). Auch A. FRANC ist

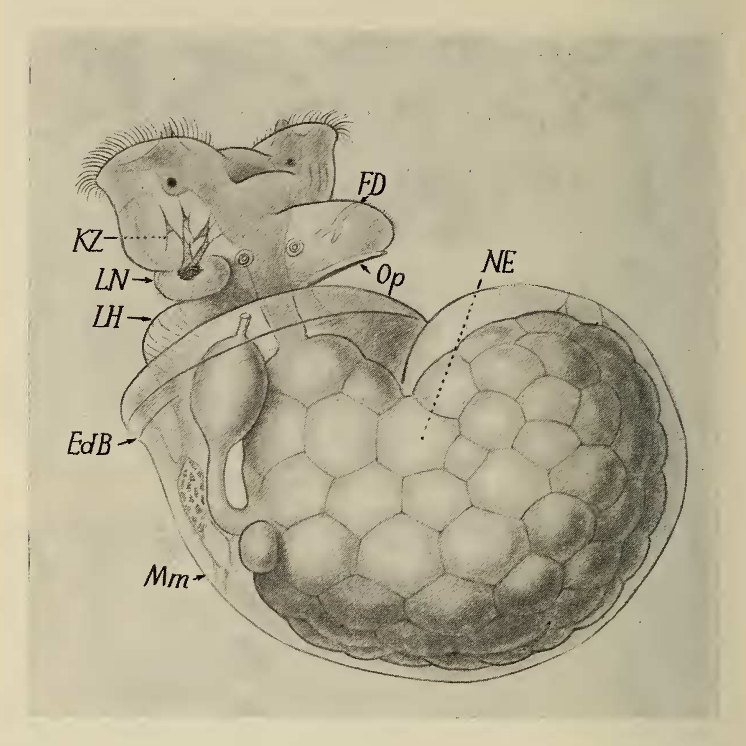


ABB. 1
Veliger von *Buccinum* nach Aufnahme der Nähreier
(Macromeren und Enddarmblase)

1943 zu entsprechenden Ergebnissen gelangt. Indessen sind die Eigenheiten dieser Formen mit Nähreiern (auch solche mit anderen vor der Mutter gelieferten Nährstoffen) viel umfangreicher, als es zu Beginn der Arbeiten erschien. Die Metamorphose dieser Arten ist im Gegensatz zu der einst vorherrschenden Ansicht wohl die komplizierteste unter den Formwandlungen der Mollusken-Ontogenese. Einigen Besonderheiten dieser Entwicklung, welche die Ernährungsorgane betreffen, gilt die hier vorgelegte Arbeit (Abb. 1).

Unsere Studie umfasst die Gattungen *Buccinum undatum* L., *Nucella (Purpura) lapillus* L. und *Murex trunculus* L. als Formen mit Nähreiern; sie zieht auch Erscheinungen aus der Entwicklung anderer Typen bei. Das ältere Material (*Buccinum*, *Nucella* von Roscoff, *Fusus* von Banyuls) ist in jüngster Zeit erweitert worden: zusätzliche *Murex*-Stadien stammen von Banyuls-sur-mer, solche von *Buccinum* und *Nucella* wurden im Frühjahr 1963 in Roscoff gesammelt. Die Bearbeitung geht weiter. Abgesehen von den Beobachtungen an lebenden Larven, dienten für unsere Studie in der Hauptsache die gewöhnlichen histologischen Methoden.

2. DER VORDERDARM

Das ectodermale Stomodaeum hat bei den Formen mit reichen Nährstoffen in der Laichkapsel sogleich nach dem Durchbruch zum Mitteldarm die Aufnahme dieser Nahung zu bewältigen. Diese besondere Phase ist bei allen Arten durch eine beträchtliche Verzögerung der Radula-Entwicklung ausgezeichnet (Abb. 2, 3).

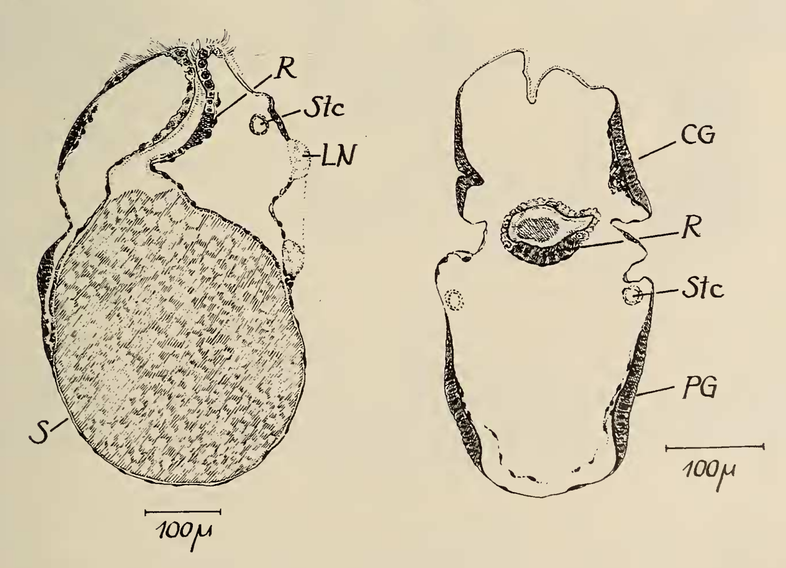


Abb. 2

Veliger von *Nucella* vor dem Höhepunkt der Nähreieraufnahme. Die Schal ist relativ gross, aber die Bildung der Mantelhöhle stark verzögert. Links sagittal, rechts ein transversaler Schnitt durch die Kopfregion im Radulabereich. Die Ganglienentwicklung ist verzögert.

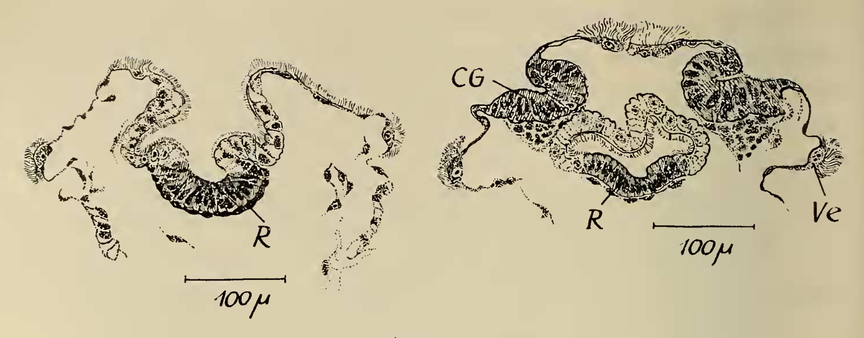


Abb. 3

Veliger von *Nucella*. Querschnitte im Kopfgebiet, oben in Mundnähe, unten im Stomodaeum auf der Höhe der Cerebralganglien, die als Cerebraltuben angelegt sind.

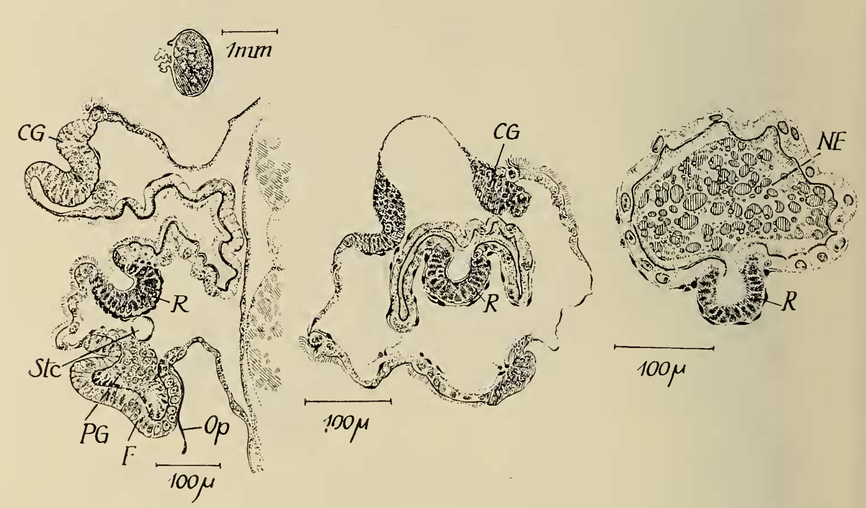


Abb. 4

Veliger von *Buccinum* auf dem Höhepunkt der Nähreieraufnahme. Links: Kopf sagittal; die Radulatasche gliedert sich ab, die Ganglien wachsen stärker. Mitte und rechts: Kopf, resp. Vorderdarm quer, vor und während der Aufnahme eines Nähreies; die Radulatasche wird durch das Schlucken des Nähreies nicht verändert.

Bei allen Arten, die Gegenstand unserer Untersuchung sind, wird die Radula-Bildung am Beginn der Entwicklung unterdrückt (s. auch Franc, 1943). Die Anlage bleibt als kleine Zellplatte dem Epithel des Vorderdarms eingegliedert und hebt sich deutlich durch den embryonalen Zelltyp von den differenzierten Zellen des

aktiven Vorderdarms ab. Wenn die Schale bereits den Eingeweidesack umgibt, verharrt die Anlage der Radula noch immer auf dem Zustand der undifferenzierten Platte und darf wohl mit einer Imaginalscheibe der Insekten verglichen werden. In dieser Frühphase ist der Oesophag dorsoventral deutlich verschieden gebaut; bei den Arten mit Nähreiern sind in der dorsalen Partie die Zellen flacher und sehr dehnbar, in der ventralen auch ausserhalb

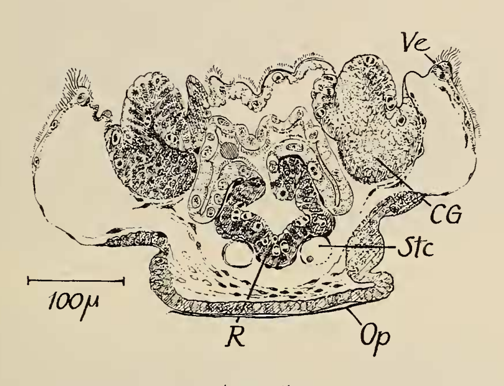


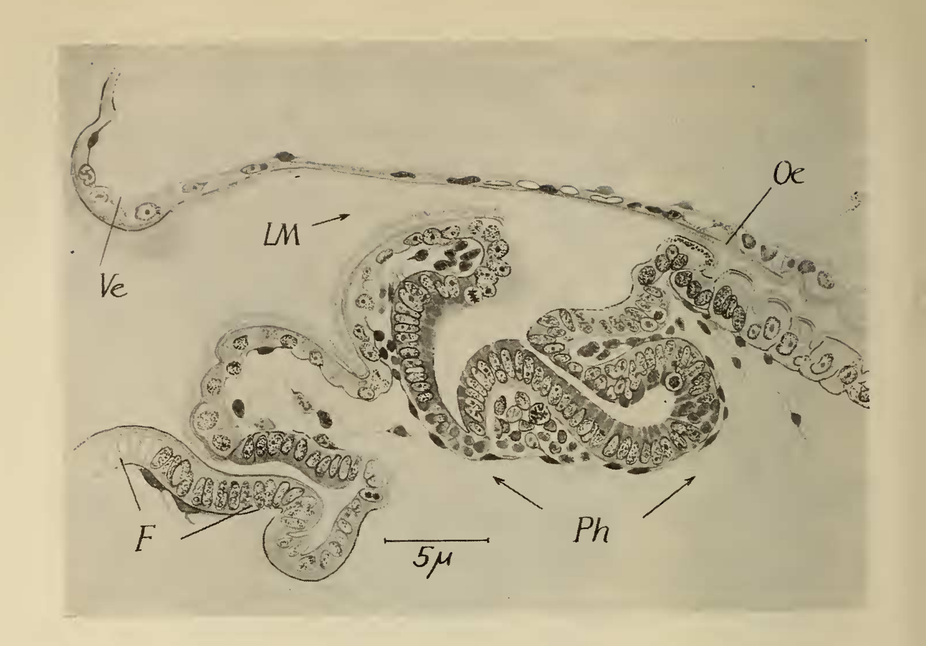
Abb. 5

Veliger von *Buccinum* gegen Ende der Nähreieraufnahme. Schrägschnitt durch Kopf und Fuss. Gliederung der Radulatasche beginnt, Cerebralganglien als Masse abgegliedert.

der Radulaplatte höher und zylindrischer. Von dem hochzelligen Dorsalwulst, der bei *Fusus* portionenweise das Eiweiss in den Oesophag presst (Portmann, 1955), ist bei den erwähnten Formen nichts zu sehen.

Erst wenn die Nahrungsaufnahme beträchtlich vorgeschritten und ein stattlicher Nährsack gebildet ist, setzt die Ausbildung der Radulatasche durch lebhafte Zellteilungen ein (Abb. 4—6). Die Aufnahme von Nähreiern geht in dieser Phase noch einige Zeit weiter; im Augenblick des Eitransportes durch den stark erweiterten Vorderdarm bleibt die auswachsende Radulatasche von dieser Erweiterung ausgeschlossen: sie folgt also jetzt schon ausschliesslich ihren besonderen Formgesetzen (Abb. 4).

Nach der Aufnahme von Nährmaterial setzt die intensive Ausbildung des Nervensystems ein und in enger räumlicher Beziehung auch die der Schlundorgane (Abb. 6, 7). Späte Stadien in der Laichkapsel zeigen die erste Anlage von Radulazähnen. Der


Oe
LM
Ve
F
5μ
Ph

Ve
LM
CG
BG
R
6μ
PG
Stc

mächtige Rüsselapparat aber entsteht sehr viel später. Er bildet um Mundöffnung und Pharynx eine grosse Hauttasche mit Retraktormuskeln. Die spätesten Stadien, die uns zur Verfügung stehen, zeigen die erste Bildung dieser Tasche. Die Ontogenese des Rüssels muss noch untersucht werden. Sie beginnt in der späten Kapselphase; doch dürfte sie sich noch auf die erste Zeit nach dem Ausschlüpfen erstrecken.

3. DIE MACROMEREN

Im typischen Entwicklungsgang bleiben die Macromeren des Furchungsstadiums im Teilungsrhythmus zwar zurück, aber sie gliedern sich doch früh in den Aufbau des Mitteldarms ein. Dass dabei in einzelnen Fällen die besonders dottereiche D.-Macromere auffällig spät erkennbar ist, hat H. Hoffmann bereits 1902 hervorgehoben; dieser Fall ist am Beispiel von *Nassa mutabilis* sehr bekannt geworden.

Im Anschluss an erste Beobachtungen von Bobretzky wurde gezeigt, dass bei *Fusus* alle 4 Macromeren bis in sehr späte Phasen kurz vor dem Schlüpfen nachweisbar sind (Portmann, 1955), dass sie sich lange Zeit in Gestalt und Grösse wenig verändern und ihren Dotter nur sehr langsam abbauen. Auch bei *Fusus* zeigt der Kern der D.-Macromere ein von den drei übrigen abweichendes Verhalten.

Im Anschluss an die Untersuchung von *Fusus* prüften wir neu das Schicksal der Macromeren in der Spätphase der Entwicklung der Prosobranchier mit Nähreiern. Auch bei *Buccinum* und *Murex* werden die Macromeren früh aus der weiteren Entwicklung der Mitteldarmwand ausgeschaltet und in einer von Art zu Art wech-

---

Abb. 6

Veliger von *Buccinum* nach Abschluss der Nähreieraufnahme. Sagittalschnitt durch den Vorderdarm mit Schlundkopf. Die Umbildung der Radulatasche zum Pharynx setzt ein.

Abb. 7

Veliger von *Buccinum*: Spätstadium. Die Differenzierung des Pharynxgebietes schreitet fort, die Verbindung mit dem larvalen Schlund wird verengt, die ersten Radulazähne bilden sich. Die Rüsselscheide mit dem Rhynchostoma ist noch nicht geformt.

Abb. 8

Veliger von *Murex*, sagittale Schnitte.

A 2 Schnitte eines Keims vor Nähreieraufnahme, oben Mitteldarm mit Macromeren, unten Abgang des Enddarms.

B Während der Nähreieraufnahme; der Schnitt zeigt die Lage der Macromeren.

C 2 aufeinanderfolgende Schnitte im Enddarmgebiet, mit 2 Kernen der Macromeren.

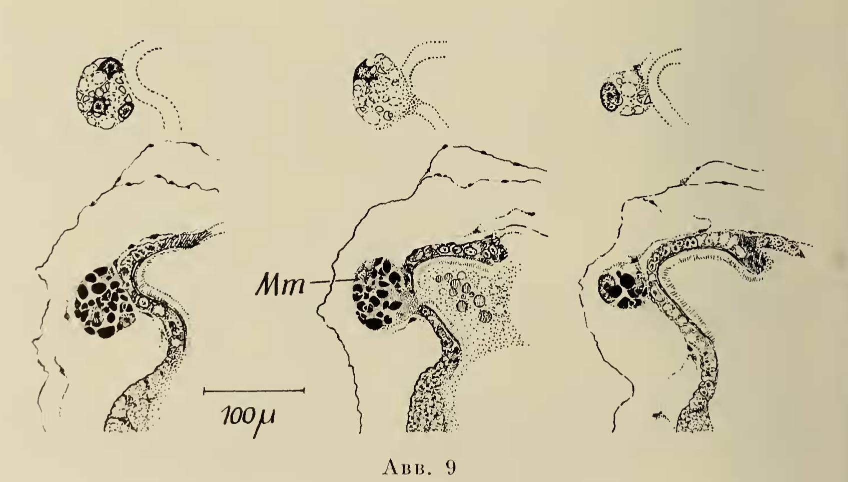


Abb. 9

Buccinum, spätes Veligerstadium, 3 aufeinanderfolgende Schnitte aus der Region der Macromeren und dem Cilienteil des Mitteldarms. Das mittlere Bild zeigt die Eingliederung der Macromeren in das Darmepithel; die oberen Skizzen betonen die Lage der Macromerenkerne.

selnden Weise im Abbau des Dotters und im Kernverhalten arretiert (Abb. 8—10). Die Verhältnisse bei *Nucella* werden zur Zeit noch eingehender untersucht. Immerhin darf jetzt schon erwähnt werden, dass die Macromeren sich bis zum Durchbruch des Stomodaeums typisch verhalten, dass wir aber im Maximum der Nähreieraufnahme nur noch eine sehr grosse Macromere mit

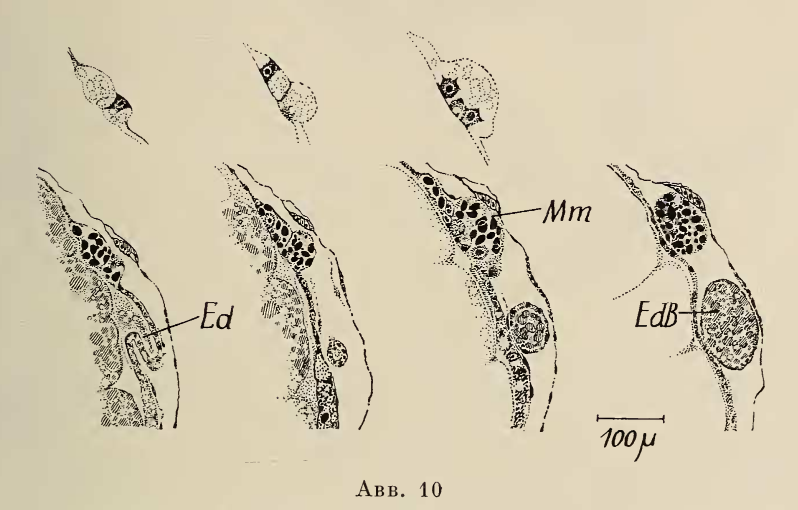


Abb. 10

Buccinum, spätes Veligerstadium; 4 aufeinanderfolgende Schnitte. Im Gegensatz zu Abb. 9 sind Enddarmabgang und Enddarmblase im Schnitt getroffen. Die oberen Skizzen zeigen die Macromerenkerne.

einem aberranten Kern feststellen, in der die Dotterplättchen unverdaut erhalten sind (Abb. 11). Der eine von uns hat die Macromerengruppe bereits um 1930 bei *Buccinum* bemerkt, aber damals als „Drüse" gedeutet und nicht weiter verfolgt, da seinerzeit niemand ein so spätes Verbleiben von Macromeren erwartet hat. Auch bei anderen Gattungen lässt sich die Macromerengruppe bereits am Lebenden durch eine Farbnuance von den Nähreiern im Darmlumen trennen. Da die früheste Periode des freien Lebens nach dem Verlassen der Kapsel noch nicht untersucht ist, kennen wir das späte Schicksal dieser Zellen noch nicht. Die Dotterplättchen sind auch in vorgerückten Phasen in den arretierten Macromeren noch intakt. Bei den hier dargestellten Arten sind die Macromeren stets in die Darmwand eingegliedert.

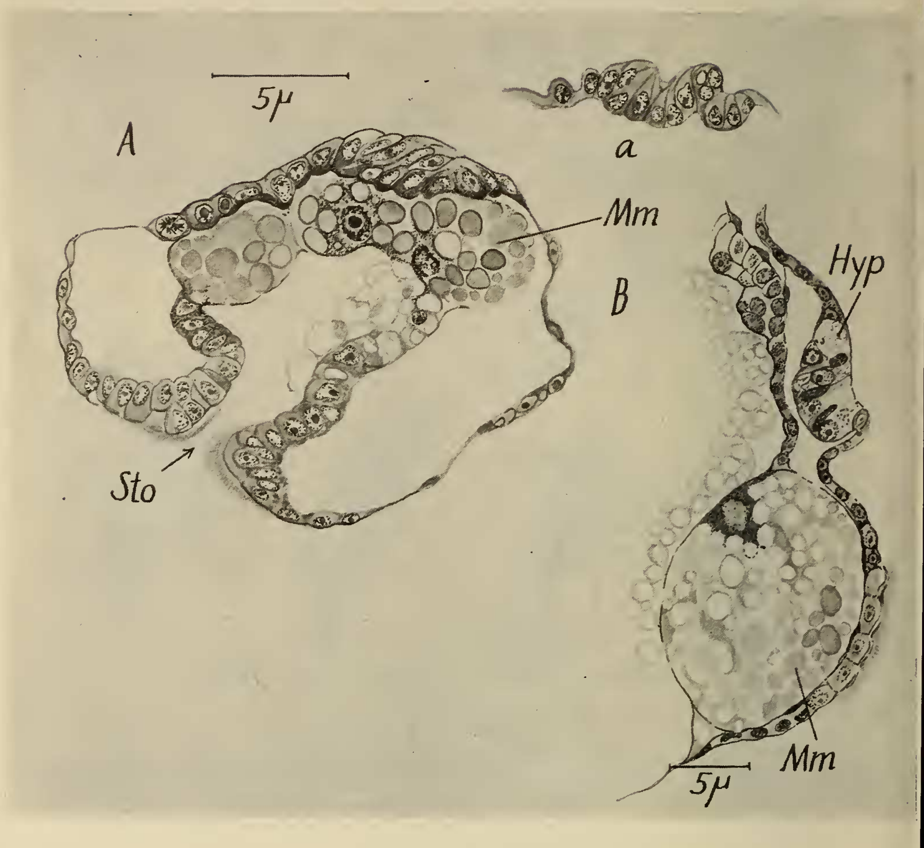


Abb. 11

Veliger von *Nucella.*

A Vor der Nähreieraufnahme; typische Macromeren. Bei a die erste Einsenkung der Schalendrüse.
B Auf der Höhe der Nähreieraufnahme; eine grosse Macromere (mit Kern) ist in die Wand des Mitteldarms eingegliedert.
Die Anlage der Hypobranchialdrüse ist noch nicht in die auf diesem Stadium sich bildende Mantelhöhle aufgenommen.

4. DER ENDDARM

In den Frühstadien ist der Enddarm ein kurzer Blindsack, der im Stadium vor der Torsion in der Sagittalebene liegt und ventral gerichtet ist. Mit der Torsion verlagert er sich nach rechts, wächst zugleich sehr allmählich in die Länge und wird zu einem mit Cilien ausgekleideten Schlauch.

Bei *Nucella* wird sein Wachstum in der Periode der Nähreieraufnahme stark gehemmt; er bleibt lange Zeit ein sehr kurzes Rohr. Erst in der Spätphase wächst er in der eben geschilderten Weise aus, während der Abbau der Nährmasse fortschreitet. Auch bei *Murex* wird der Enddarm nach der Aufnahme der Nähreier zu einem langen Rohr. Ein kleiner Blindsack in der Nähe des Afters ist auffällig, aber ohne nachgewiesene Beziehung zur Verdauung der Nähreier.

In beiden Fällen zeigt der Enddarm keine besonderen Strukturen. Anders bei *Buccinum*: Zu Beginn wächst er normal aus. Aber mit der Entstehung des grossen Nährsacks im Mitteldarm setzt eine bisher nur bei *Buccinum* beobachtete Neubildung ein: als transitorisches Organ entsteht eine zartwandige grosse Blase; scharf begrenzt liegt sie zwischen einem Ursprungsteil, dem proximalen Enddarm, und dem distalen, nach aussen führenden Teil. Im Gegensatz zu der Spätphase ist am Anfang die Blase nach beiden Seiten gleich scharf abgesetzt (Abb. 1).

Das Epithel ist im Blasenteil flach, aber im proximalen, noch verengten Teil mit Cilien besetzt. Am lebenden Keim ist deutlich feststellbar, dass die Schlagrichtung der Cilien vom After zum Mitteldarm geht. Damit deckt sich auch der Befund, dass man nie irgendwelche Kotreste aus dem After austreten sieht.

Weiter beobachtet man am lebenden Veliger von Zeit zu Zeit im proximalen Teil Kontraktionswellen, die das Lumen verengern. Sie verlaufen entgegengesetzt der Richtung des Cilienschlags und transportieren Ketten von isolierten Dotterkörnern, die aufgelösten Nähreiern entstammen und in die Enddarmblase geleitet werden. Nie ist ähnliches im distalen Enddarm zu sehen. In den späten Phasen des Kapsellebens füllt sich die Enddarmblase besonders stark. Die proximale Grenze wird durch Anfüllung mit Dottermaterial verwischt, während das distale Ende nach wie vor scharf vom letzten Darmteil abgesetzt bleibt (Abb. 12).

In dieser Blase geschehen wichtige Verdauungsprozesse der in der Kapsel eingeschlossenen Larven. Wir sind noch nicht in der Lage, die Vorgänge im Mitteldarm zu überblicken, weder für *Buccinum* noch für die andern Formen mit Nähreiern. Doch bezeugen die histologischen Bilder deutlich die Rolle der Enddarmblase von *Buccinum* als Ort der Auflösung der von den Nähreiern stammenden Dotterplättchen. Die Wahrscheinlichkeit ist gross,

dass ein wesentlicher Teil des Dotterabbaus in der Enddarmblase stattfindet. Vorzeitig aus der Kapsel befreite Larven leben nicht lange genug normal weiter, um eventuelle Rhythmen in der Tätigkeit der Enddarmblase verfolgen zu können. Das flachzellige Epithel der Blase hat keine Drüsenfunktion — weder Ferment-

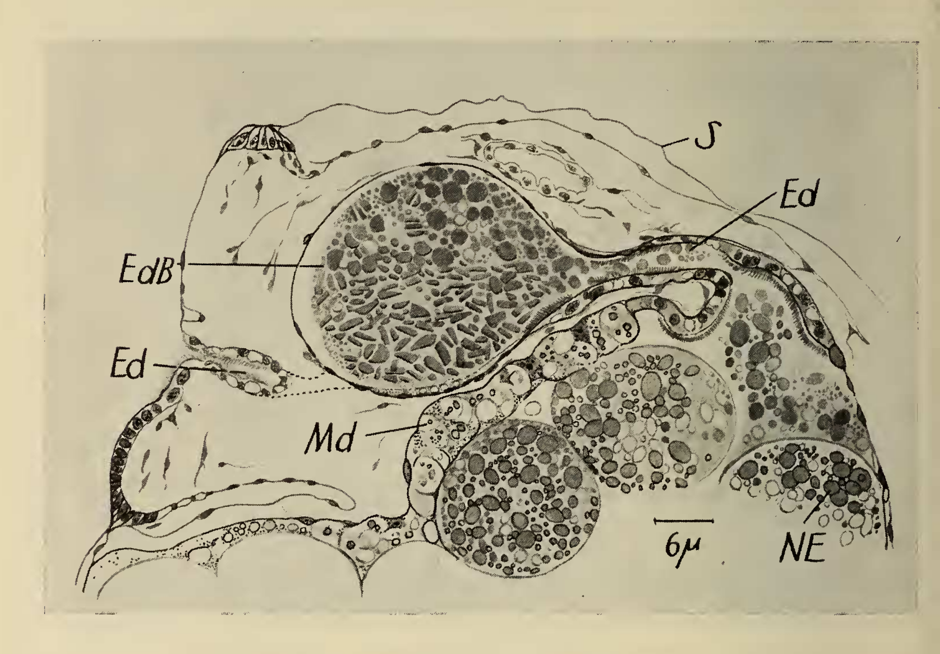


Abb. 12

Spätes Veligerstadium von *Buccinum*, nach Abschluss der Nähreieraufnahme. Der Schnitt zeigt den Abgang des Enddarms aus dem Mitteldarm, die Enddarmblase und den After. Der Gegensatz der Dotterplättchen in den Nähreiern und in der Enddarmblase ist deutlich.

bildung noch Resorption sind histologisch nachweisbar. Die Enddarm-Ausweitung erscheint lediglich als der Ort, wo anderswo — wohl im Mitteldarm — gebildete Fermente zur Wirkung kommen. Der Abbau der Dotterkörner und die Verflüssigung des Nährmaterials sind deutlich. So drängt sich der vorläufige Schluss auf, dass der dauernde Cilienstrom verdautes Material in den Mitteldarm zurückführt, während die zeitweisen Kontraktionen die abzubauenden geformten Dotterelemente und damit auch Fermente aus dem Drüsenteil des Mitteldarms in die Enddarmblase einführen.

5. DISKUSSION

Da das Ziel dieser Studie eine vergleichende Übersicht von Entwicklungsweisen ist, müssen wir zuerst die Ausgangssituation für einen Vergleich bestimmen.

Als Grundlage dient eine frühe Phase der Entwicklung von Prosobranchiern, deren Ontogenese zu Larven mit freier Ernährung führt. Diese Norm folgt dem von RIEDL in die Diskussion eingeführten „Reisinger-Stadium" oder den freien Trochophora-Stufen von *Patella* oder *Haliotis*. Sie zeigt die Anlage eines Wimpergürtels (dem Prototroch entsprechend), ferner die Ectodermgrube der Schalenanlage und die erste Andeutung eines Fusses. Der Auffassung folgend, die bereits 1960 dargelegt worden ist (PORTMANN, 1960), sehen wir in Schalenanlage und Fuss die frühe Manifestation einer besonderen Molluskenachse, welche die Formbildung in der Protostomierachse hemmt und zur Entwicklung von Cephalopodium (ventral) und Palleovisceralkomplex (dorsal) führt. Das frühe ventrale Abbiegen des Enddarms gehört bereits diesem Entwicklungsgeschehen an.

Dieses Stadium enthält in den Macromeren des Entoblasts mehr oder weniger Dottermaterial, das aber früh abgebaut wird. Der rasche Dotterabbau führt zur Umbildung der grösseren Entoblasten zu einem Mitteldarm, der zur Verarbeitung der von aussen aufgenommenen Nahrung fähig ist. Dies gilt für Gastropodentypen mit direkter Entwicklung wie *Rhodope* (RIEDL) wie auch für die archaischen Prosobranchier mit freier Larve vom Trochophoratyp, der sich zum Veliger umformt (Abb. 13).

Wie in unserer Grundform entsteht auch bei archaischen Formen mit trochophoraähnlichen Frühstadien der Radulasack sehr früh, bei *Patella* im Alter von 48 Stunden, noch vor der Torsion (SMITH, 1937), ebenso bei *Paludina*. Bei *Haliotis* formt sich die Anlage in der ersten Phase der Torsion bereits in der 40. Stunde nach Befruchtung. In der viel langsameren Entwicklung des Landprosobranchiers *Pomatias* wird ein entsprechendes Stadium erst etwa dreieinhalb Wochen nach der Ablage der Laichkapsel erreicht (CREEK, 1951). Die Frage, wie eine paarige Anlage der Radula zu beurteilen sei, liegt ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit (s. RIEDL, 1960).

Bei Prosobranchiern mit obligatorischen extraembryonalen Aufbaustoffen, ob Eiweiss, Nähreier oder beides, wird die Entwicklung des Darmsystemes sehr stark abgeändert. Für viele Wochen sind in manchen Fällen die zusätzlichen Nährstoffe die

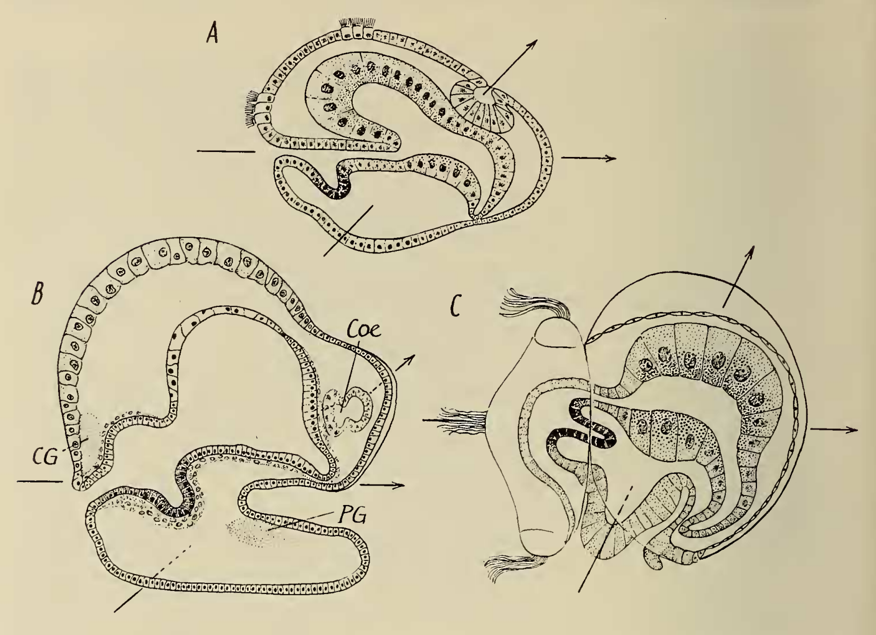


Abb. 13

Prosobranchierveliger ohne Nähreierphase (schematisch).
Horizontaler Pfeil: Protostomierachse
Schräger Pfeil: Mollúskenachse

A Grundtyp (in Anlehnung an O. Hess, 1962).
B Landform (*Pomatias*, nach Creek, 1951).
C Freier Veliger (*Patella*, nach Smith, 1935).
Alle drei Typen mit früher Radula-Anlage.

einzigen ausser dem vom Medium gelieferten Wasser und Sauerstoff. Dieser Entwicklungsgang, dessen Sonderart bisher wenig beachtet wird, ist gekennzeichnet durch Auf- und Umbau besonderer Organe, sowie durch auffällige Heterochronien gegenüber der normalen Organogenese. Unser Augenmerk galt in der vorliegenden Studie einigen dieser Phänomene, dem Vorderdarm, dem Schicksal der dotterhaltigen Macromeren und einer Besonderheit des Enddarms. Die in Laichkapseln verborgene Ontogenese ist eine ebenso

intensive transitorische Phase, eine echte Larvenzeit, wie die Periode des freien Veligers.

Bereits das larvale Ectoderm dieser cryptischen Veliger weist Varianten der Struktur und Leistung auf, die mit den Lebensbedingungen in der Kapsel zusammenhängen. Von diesen sind lediglich die exkretorischen Funktionen — auch sie ungenügend — untersucht (PORTMANN, 1930).

Die transitorischen Aufgaben des Ectoderms im Vorderdarm sind besonders umfangreich. Das Stomodaeum leistet durch Ausstülpung, Umhüllung und Kontraktion während längerer Zeit die Aufnahme der bei manchen Arten völlig intakten grossen Nähreier. In dieser Phase ist die Funktion des larvalen Mundes sehr wichtig; die Radulabildung wird zuerst völlig sistiert und später erst als langsamer Prozess eingeleitet. Aber mehr noch: die transitorische Bewältigung der Nähreier verunmöglicht die Bildung der gerade für diese Prosobranchier kennzeichnenden Mundausrüstung, die Bildung des Rüssels mit der neuen Mundöffnung sowie einer besonderen Rüsseltasche mit dem Rhynchostoma.

Die Ausformung des Vorderpols erfordert Wochen, während deren keine Nahrung von aussen aufgenommen werden kann. Die Zeit für den späten Ausbau der Mundwerkzeuge wird durch die gespeicherte Nährmasse im Mitteldarm gesichert. Die Ausbildung des definitiven Ernährungssystems fordert als letzten Akt die Differenzierung der Mitteldarmdrüse und des Magens — beides geschieht in der Zeit, da die Nähreier verbraucht werden und auch der definitive Vorderdarm ausgebildet wird.

Die Bildung der Enddarmblase von *Buccinum* zeigt, dass auch der Enddarm in diese Prozesse des Um- und Aufbaus einbezogen ist.

Die Studien von RAVEN und seinen Mitarbeitern (1960) haben den Gegensatz von larvalen und „imaginalen“ Zellen bei Gastropodenkeimen aufgezeigt. DE LARAMBERGUE hat neuerdings den Umfang der Metamorphoseprozesse bei Schnecken hervorgehoben (1957). Wir hoffen, dass die Phänomene, die wir in dieser Studie ins Licht rücken, gleichfalls dazu beitragen, das strukturelle wie das zeitliche Ausmass der larvalen Phase und der Metamorphose bei Prosobranchiern zu bezeugen. Die vergleichende Analyse erhält durch diese Problemstellungen eine Reihe neuer Aufgaben.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Metamorphose von Prosobranchiern, die als junge Veliger viele Nähreier aufnehmen, ist gegenüber dem Grundtypus stark verändert und verzögert. Die Entwicklung der Radula ist in die zweite Hälfte der Entwicklungszeit verlegt. Die dotterhaltigen Macromeren werden in ihrer Umwandlung zu Darmzellen arretiert, ihr Dotter bleibt lange Zeit unverdaut; die Macromeren sind in späten Phasen noch erhalten. Der Enddarm formt bei *Buccinum* eine rein larvale Blase, als Ort der Verdauung des Nährdotters ohne sekretorische Aktivität des Enddarmepithels. Die Dotterverdauung erfolgt wahrscheinlich durch Fermente des Mitteldarms. Die Nähreiermasse ermöglicht in der späten Metamorphose eine Periode ohne Nahrungsaufnahme, die den Umbau des Vorderdarms zum starken Rüsselapparat sichert.

RÉSUMÉ

La métamorphose des Prosobranches qui accumulent une grande masse d'œufs nourriciers, se distingue nettement du type primitif. Le développement de la poche radulaire est retardé; il se fait dans la seconde moitié de la période larvaire. Les macromères sont bloquées dans leur transformation en cellules intestinales. Dans une phase avancée de la métamorphose ces macromères sont encore visibles. Chez *Buccinum* l'intestin forme une vésicule transitoire, purement larvaire, lieu de digestion des plaquettes vitellines. L'épithélium de la vésicule ne montre pas d'activité glandulaire. La digestion se fait probablement par des ferments fournis par l'intestin moyen. La masse des œufs nourriciers constitue une réserve qui permet un stade sans alimentation extérieure, une condition pour la métamorphose finale du stomodéum en une trompe retractile puissante.

SUMMARY

The metamorphosis of the Prosobranchs with food eggs for the embryos is complicated and delayed compared with the primitive type. The development of the radula begins in the second half of

the larval period. The transformation of the macromeres into midgut-cells is arrested, the digestion of their vitelline platelets is postponed. In *Buccinum* the midgut produces a special vesicle where the vitellus is digested. The epithelium of this vesicle shows no secretion; the enzymes for the digestion of the vitelline substances must come from the midgut. The accumulation of a huge mass of food eggs in the larval gut provides a source of nourrishment without any intake from outside and assures thus the non-functional period for the stomodeum necessary for the transformation of the pharynx in a complicate retractile proboscis.

ABKÜRZUNGEN ZU DEN ABBILDUNGEN

BG	Buccalganglion	Mm	Macromere
CG	Cerebralganglion	N	Niere
Coe	Coelomkomplex	NE	Nährei
Ed	Enddarm	Oe	Oesophag
EdB	Enddarmblase	Op	Operkel
F	Fuss	PG	Pedalganglion
FD	Fussdrüse	Ph	Pharynx
H	Herzanlage	R	Radula
Hyp	Hypobranchialdrüse	S	Schale
KZ	Kristallzellen	Stc	Statocyste
LH	Larvenherz	Sto	Stomodaeum
LN	Larvennieren	Vd	Vorderdarm
Md	Mitteldarm	Ve	Velum

LITERATURVERZEICHNIS

Bobretzky, N. W. 1877. *Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden.* Arch. f. Mikr. Anat. XII.

Creek, G. A. 1951. *The reproductive system and embryology of the snail Pomatias elegans (Müller).* Proceed. Zoological Society London, Vol. 121, Part III, 599-640.

Franc, A. 1943. *Etudes sur le développement de quelques Prosobranches méditerranéens.* Thèses Faculté des Sciences, Alger, 1-158.

Hess, O. 1962. *Entwicklungsphysiologie der Mollusken.* Fortschritte der Zoologie, Bd. 14, 130-163.

Hoffmann, R. W. 1902. *Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis Lam. Ein Beitrag zur Morphologie und Physiologie des Nucleus und Nucleolus.* Z. wiss. Zool. 72, p. 657.

Larambergue, M. de, 1957. *Quelques aspects de la Métamorphose chez les Gastéropodes.* Actes Société Linnéenne Bordeaux, T. XCVII, 1-11.

PORTMANN, A. 1925. *Der Einfluss der Nähreier auf die Larvenentwicklung von Buccinum und Purpura.* Zeits. f. Morph. u. Oekol. d. Tiere, V. 3.

— 1930. *Die Larvennieren von Buccinum undatum (L.).* Zeits. f. Zell. u. Mikr. Anat., V. 10.

— 1932. *Die Larvenmerkmale des Darmkanals von Fusus.* Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges. Thun, 387-389.

— 1955. *La Métamorphose « abritée » de Fusus (Gast. Prosobr.).* Revue suisse de Zool., T. 62, Fasc. suppl., 236-252.

— 1960. *Généralités sur les Mollusques.* In: Grassé, P.-P.: Traité de Zoologie, Vol. V, Fasc. 2, Paris.

RAVEN, C. P. 1958. *Morphogenesis: The Analysis of Molluscan Development.* London/New York.

RIEDL, R. 1960. *Beiträge zur Kenntnis der Rhodope veranii, Teil II, Entwicklung.* Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 163, H. 3/4, 238-316.

SIMROTH, H. 1892-1909. *Mollusca.* In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. III.

SMITH, F. G. W. 1935. *The Development of Patella vulgata.* Philosophical Transactions Royal Soc. London, Ser. B, Vol. 225, 95-125.